第 37 卷第 4 期
2017 年 2 月

生态学报
ACTA ECOLOGICA SINICA

Vol.37,No.4
Feb.,2017

DOI:10.5846/stxb201606211213

马文超,刘媛,周翠,王婷,魏虹.水位变化对三峡库区消落带落羽杉营养特征的影响.生态学报,2017,37(4):1128-1136.

Ma W C, Liu Y, Zhou C, Wang T, Wei H.Effect of water-level change on nutritional characteristics of *Taxodium distichum* in the hydro-fluctuation belt of the Three Gorges Reservoir.Acta Ecologica Sinica,2017,37(4):1128-1136.

水位变化对三峡库区消落带落羽杉营养特征的影响

马文超,刘　媛,周　翠,王　婷,魏　虹*

三峡库区生态环境教育部重点实验室,重庆市三峡库区植物生态与资源重点实验室,西南大学生命科学学院,重庆　400715

摘要:三峡大坝建成蓄水后,其独特的水位调度节律对水库消落带植物的生境造成巨大干扰。为了解落羽杉在消落带特殊生境下的生理生态过程,探究其水淹耐受机制,在三峡库区消落带植被修复忠县示范基地建立 3 a 后,对试验样地内种植于消落带海拔 175—165 m 范围的落羽杉进行叶片、根系样品采集,并调查其生长情况,测定分析落羽杉营养元素含量及其与植株生长和土壤养分间的关系。结果表明:(1) 水位变化对适生树种落羽杉营养元素吸收造成了明显影响。随着淹水深度和淹水时间的延长,落羽杉根系能量代谢受阻,根系功能紊乱,营养元素吸收与运输受到抑制,落羽杉 N、P、K、Ca、Zn 吸收减少;水淹导致土壤中 Fe^{2+}、Mn^{2+} 含量升高,落羽杉 Fe、Mn 吸收增加。(2) 相关性分析表明,落羽杉株高与 N、K、Mg 含量呈极显著正相关关系,与 P 含量呈显著正相关关系,而与 Fe、Cu 含量呈极显著负相关关系,与 Mn 含量呈显著负相关关系;落羽杉冠幅与植株 N、P、K、Mg 含量呈极显著正相关关系,而与 Fe、Cu 含量呈极显著负相关关系;落羽杉营养元素含量与土壤元素含量无显著相关性。(3) 消落带不同海拔落羽杉营养元素的积累量均不低于植物正常生长水平,未见严重的缺素状况。研究结果表明,落羽杉对三峡库区消落带水位变化具有很好的适应能力,能够对水位变化做出积极的响应,平衡各元素的积累量,维持植株正常生长。

关键词:三峡库区;消落带;落羽杉;营养特征

Effect of water-level change on nutritional characteristics of *Taxodium distichum* in the hydro-fluctuation belt of the Three Gorges Reservoir

MA Wenchao, LIU Yuan, ZHOU Cui, WANG Ting, WEI Hong*

Key Laboratory of Eco-environments in Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education), Chongqing Key Laboratory of Plant Ecology and Resources Research in Three Gorges Reservoir Region, School of Life Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, *China*

Abstract: The construction of the Three Gorges Dam reservoir spans the Yangtze River, China, forming a hydro-fluctuation belt with a water level drop of nearly 30 m and an area of 300 km^2. The unique anthropogenic hydrological regime of the Three Gorges Dam has had significant negative impacts on the reservoir's riparian ecosystem. Some flooding-intolerant plants living within the belt gradually died off, which exacerbated vegetation habitat fragmentation and deleteriously affected the biological diversity, ecosystem structures, and functions of the water-fluctuation zone. Therefore, a pressing scientific challenge is to recover and restore the vegetation there and ensure proper ecological function. Previous studies have shown that *Taxodium distichum* is a flooding-tolerant plant and has been used for vegetation reconstruction. The nutritional characteristics of plants in a particular area can reflect the eco-physiological processes of plants, and can serve as crucial indicators of the structure and function of the local ecosystem. The nutritional characteristics play a key role in adaptation to anti-seasonal flooding, and might reveal clues about the adaptation mechanisms of plants in the hydro-fluctuation belt of the Three Gorges reservoir area. To contribute to this understanding, the nutritional characteristics of *T. distichum* growing in

基金项目:国家国际科技合作专项(2015DFA90900);三峡后续工作库区生态与生物多样性保护专项项目(5000002013BB5200002);重庆市林业重点科技攻关项目(渝林科研 2015-6);中央财政林业科技推广示范项目(渝林科推[2014-10]);重庆市研究生科研创新项目(CYB16066)

收稿日期:2016-06-21;　　**修订日期:**2016-10-11

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: weihong@swu.edu.cn

the reservoir riparian region of Zhongxian county, which had been planted in 2012, were studied. Element contents of three sample zones in low water elevation (165 m)-SD, high water elevation (170 m)-SL, and the control-CK(175 m) were determined in 2015. The macroelement, secondary element, and micronutrient contents in root and leaves of plants were measured. The results showed that: (1) Concentrations of N, P, K, Ca, and Zn in leaves and roots of *T. distichum* under flooding significantly decreased compared to CK, whereas Fe and Mn contents significantly increased. (2) Some nutrient concentrations of *T. distichum* under flooding decreased, but still maintained their normal performance. (3) Correlation analysis showed that plant heights were positively correlated with the concentrations of N, P, K, and Mg; plant heights were negatively correlated with the concentrations of Fe, Cu, and Mn; canopies of plants were positively correlated with the concentrations of N, P, K, and Mg, but negatively correlated with Fe and Mn. This investigation indicates that water level change had significantly influenced the nutritional characteristics of *T. distichum* in water-level-fluctuating zone of the Three Gorges Reservoir. *T. distichum* had good adaptability to the changed water habitat.

Key Words: Three Gorges Reservoir; hydro-fluctuation belt; *Taxodium distichum*; nutritional characteristics

由于人类对于河流资源的开发利用,大型水利工程的修建改变了植物原有的生存环境,影响植物生长生理节律[1]。三峡水库建成后,采取“蓄清排浑”的运行方式,水库水位每年均在 145—175 m 之间变动[2]。这种水库调水节律给库岸带生态系统带来了巨大的负面影响,部分原生长在消落带内的植物因不能适应其特殊生境而消亡,消落带生物多样性降低,生态屏障功能减退[3]。消落带植被恢复近年来受到社会各界的广泛关注与重视[4],通过人工重建植被是恢复消落带植被的有效方法之一[5-7]。探究适生植物生理生态适应机制是消落带植被恢复的重要基础,也是解决水库消落带生态环境问题的前提。在前期研究中,通过室内水分模拟方法,筛选出了一批耐水淹植物,但将其应用于消落带植被重建后发现,仅有部分植物能在消落带生存,为消落带植被重建与管理带来新问题和挑战。

落羽杉(*Taxodium distichum*)为杉科落羽杉属落叶乔木,原产北美,现已广泛引种到世界各地,我国引种落羽杉已有 80 多年的历史[8]。因其生长迅速、适应性强而被选为消落区植被重建适生树种之一[9-11]。目前,国内外学者已经对落羽杉在水淹、干旱以及盐渍等胁迫条件下的光合作用[12-14]、生物量与物质分配[15-16]、次生代谢[10]等方面进行过研究。但是,三峡库区消落带大尺度、反季节水位变化对落羽杉营养特征的影响尚不清楚,已有的研究仅限于室内模拟试验[8,16],对其在自然水淹环境下的研究还少见报道。植物营养元素的积累量反映了植物在一定生境条件下吸收营养元素的能力,它能揭示植物种的特性,同时还能反映植物与环境之间的相互关系[17]。研究水位变化对落羽杉营养特征的影响是对其水淹耐受机制研究的重要补充,可为进一步揭示落羽杉应对消落带特殊生境的生理生态机制以及消落带植被修复提供理论参考。

本研究选择重庆市忠县三峡库区消落带植被修复示范基地内种植于消落带海拔 175—165 m 范围内的落羽杉为研究对象,测定各海拔落羽杉叶与根中营养元素含量,并分析水位变化对其造成的影响。初步探明在三峡水库反季节淹水生境下,经历 3 a 水淹周期后的落羽杉营养元素吸收和积累特征,以期为指导三峡库区消落带落羽杉人工植被构建和管理提供理论依据。

1　材料与方法

1.1　试验样地概况

试验样地位于重庆市忠县三峡库区消落带植被修复示范基地,面积 13.3 hm^2。示范基地位于忠县共和村(107°32′— 108°14′E,30°03′— 30°35′N),长江一级支流汝溪河流域,属亚热带东南季风区山地气候。全年≥10 ℃年积温 5787 ℃,年均温 18.2 ℃,无霜期 341 d,日照时数 1327.5 h,日照率 29%,太阳总辐射能 83.7×4.18 kJ/cm^2,年降雨量 1200 mm,相对湿度 80%。示范基地原为废弃梯田,2012 年 3 月在海拔 175—145 m 之间,根据水位变动特征及植物水淹耐性构建乔木+灌木+草本植物、灌木+草本植物、草本植物等不同模式的人工植

被,种植了落羽杉(*Taxodium distichum*)、池杉(*Taxodium ascendens*)、柳树(*Salix matsudana*)、中华蚊母(*Distylium chinense*)、芦竹(*Arundo donax*)、狗牙根(*Cynodon dactylon*)、牛鞭草(*Hemarthria altissima*)等植物。其中,落羽杉种植于海拔 175—165 m 之间。试验样地土壤元素含量见表 1。

表 1 试验样地土壤元素含量

Table 1 Chemical element concentrations in sampled soil

海拔/m Elevations	大量元素 Macroelements			中量元素 Secondary elements			微量元素 Micronutrients		
	N	P	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Cu	Zn
175	0.86±0.07a	0.06±0.01a	17.50±0.22b	6.64±0.29a	3.10±0.22b	23134.00±263.19b	518.57±14.19c	15.70±1.77a	83.94±11.23a
170	0.93±0.05a	0.06±0.01ab	16.38±0.37a	5.84±0.61a	1.85±0.29a	21205.00±565.71a	453.81±14.40b	13.41±0.25a	85.63±12.89a
165	1.11±0.06b	0.08±0.01b	16.61±0.26a	5.60±0.41a	2.82±0.23b	21676.00±275.70a	407.49±13.06a	14.71±0.30a	89.09±7.92a

表中数值为平均值±标准误($n=10$);同列不同小写字母分别表示处理之间有显著差异($P<0.05$)

1.2 采样时间与方法

2015 年 5 月进行实地取样,根据 1 a 内遭受水淹时间的差异将样地划分为 3 个样带:对照-CK(海拔 175 m,蓄水期间无水淹)、SL(海拔 170 m,每年经历大约 130 d 水淹)、SD(海拔 165 m,每年经历大约 200 d 水淹)。

用高枝剪于树冠中上层 4 个方位采集植株叶片,混合成一个样装入自封袋,每个海拔梯度各设 5 个重复;用根钻以植物基部为圆心,0.5 m 半径等距离钻取植株根样,混合装于自封袋,每个海拔 5 个重复。样品带回实验室,用自来水和去离子水清洗干净,置于 105℃的烘箱内杀青 5 min,再置 80℃的烘箱烘至恒重,将植物样粉碎过 100 目筛,封装待测。同时在各样带随机选取 10 株落羽杉,记录生长状况(表 1),用测高杆测量株高,用卷尺测量冠幅,用游标卡尺测量基径。

1.3 营养元素含量测定

采用 Vario EL cube CHNOS 元素分析仪(Elementar,德国)进行全 N 含量测定;将待测样品用 SpeedWave MWS-4 微波消解仪(Berghof,德国)消解,用 ICAP 6000 电感耦合等离子体发射光谱仪(Thermo,美国)测定全量 P、K、Ca、Mg、Fe、Mn、Zn、Cu 含量。

1.4 数据分析

本研究采用统计分析软件 SPSS 20.0 进行数据处理,用单因素方差分析(One-way ANOVA)分析水位变化对落羽杉各元素含量影响;并用 Duncan 多重比较(Duncan′s multiple range test)检验各处理之间的差异;用 Pearson 相关系数法评价落羽杉各营养元素及生长指标间的相关性。采用 Origin 8.5 软件制图。

2 结果与分析

2.1 落羽杉生长状况

表 2 所示为研究样地内落羽杉苗木生长状况。落羽杉在消落带生长 3 a 后,植株的株高、基径、冠幅等与种植初期相比显著增加($P<0.05$)。种植于不同海拔高度的植物生长状况不同,与 CK 相比,SL 和 SD 植株株高和冠幅显著降低,而基径无显著差异。

表 2 落羽杉植株生长状况

Table 2 The growth situations of *Taxodium distichum*

生长指标 Growth indexes	初始值(2012 年 3 月) Initial values	2015 年 5 月测值 Values in May, 2015		
		CK(175 m)	SL(170 m)	SD(165 m)
株高 Plant height/m	1.631±0.023 a	5.771±0.266 b	4.482±0.057 c	4.312±0.124 c
基径 Base diameter/cm	1.785±0.127 a	9.699±0.266 b	8.812±0.426 b	9.608±0.336 b
冠幅 Canopy/m^2	0.781±0.083 a	6.781±0.305 b	4.050±0.206 c	3.477±0.104 c

表中数值为平均值±标准误($n=5$);同行不同小写字母分别表示处理之间有显著差异($P<0.05$)

2.2 水位变化对落羽杉元素含量的影响

单因素方差分析结果表明,水位变化对落羽杉植株营养元素含量造成了影响(表 3),其影响又因元素种类和植株部位不同而不同。其中落羽杉根部大量元素 N、P,中量元素 Ca 含量受到水位变化显著影响($P<0.05$),微量元素 Fe、Mn 含量受到极显著影响($P<0.01$);水位变化显著影响落羽杉叶片中大量元素 N、P 以及微量元素 Zn 含量($P<0.05$),微量元素 Mn 含量受到极显著影响($P<0.01$)。

表 3　水位变化对落羽杉营养元素含量的影响

Table 3　Effects of water level change on nutrient element contents of *Taxodium distichum*

元素 Elements		根 Root		叶 Leaf	
		F	*P*	*F*	*P*
大量元素 Macroelements	N	5.809	0.017 *	4.486	0.035 *
	P	6.421	0.013 *	6.697	0.011 *
	K	2.878	0.095	0.690	0.521
中量元素	Ca	3.953	0.048 *	3.529	0.062
Secondary elements	Mg	1.899	0.192	0.913	0.428
微量元素 Micronutrients	Fe	9.040	0.004 **	3.301	0.072
	Mn	14.268	0.001 **	7.826	0.007 **
	Zn	2.809	0.100	4.746	0.030 *
	Cu	0.818	0.464	0.592	0.570

** $\alpha=0.01$ 水平下达到相关极显著; * $\alpha=0.05$ 水平下相关性达到显著

2.2.1 不同海拔高程落羽杉大量元素含量

图 1 所示为种植于不同海拔高程落羽杉根、叶中大量元素 N、P、K 含量。落羽杉叶片中大量元素 N、P、K 含量均大于根系中含量。总体来看,落羽杉根系和叶片中 N 元素含量最为丰富,P 元素次之。

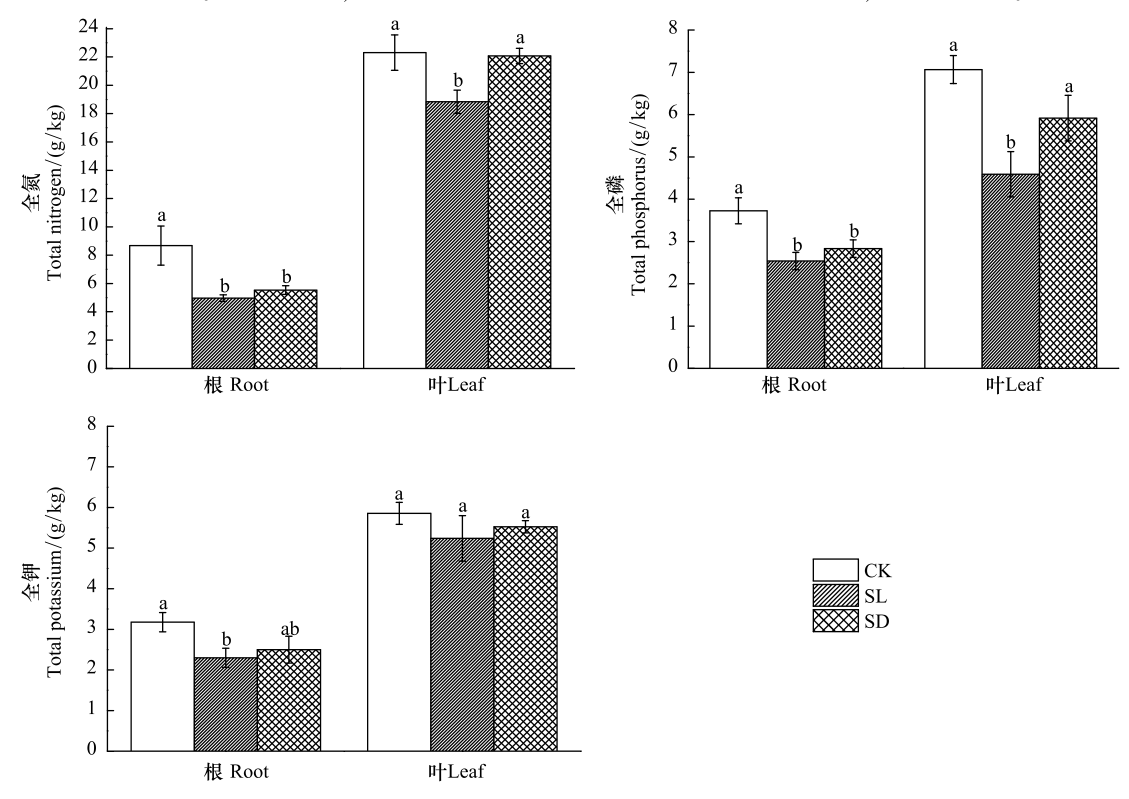


图 1　不同海拔落羽杉大量元素含量

Fig.1　Macroelement contents of *Taxodium distichum* in different elevations

图中数值为平均值±标准误($n=5$);不同小写字母分别表示各处理之间有显著差异($P<0.05$)

随着海拔高度的降低,淹水深度和淹水时间的增加,落羽杉根中 N 元素含量显著降低($P<0.05$), SL、SD 组 N 含量较 CK 组分别降低 42.7%、36.2%;CK 组叶中 N 元素含量高于 SL、SD,其中 CK 与 SL 间差异显著($P<0.05$)。P 元素含量变化趋势与 N 元素相似。随海拔高度的下降,根、叶中的 K 元素含量均降低,但仅 CK 组和 SL 组根中 K 元素含量存在显著差异($P<0.05$)。

2.2.2 不同海拔高程落羽杉中量元素含量

落羽杉中量元素 Ca、Mg 含量对水位变化的响应有所差异(图 2)。SL、SD 组落羽杉根中 Ca 元素含量显著低于 CK($P<0.05$),水淹对其 Ca 元素吸收产生了明显的抑制作用;落羽杉叶中 Ca 元素含量也随海拔高度的下降而减少,其中 CK 组与 SD 组差异显著($P<0.05$)。水淹未对落羽杉根和叶中 Mg 元素含量造成显著性影响,虽然落羽杉叶片中 Mg 含量随高程的降低呈现出下降趋势,但无显著性差异。如图 2 所示,落羽杉叶片中 Ca、Mg 含量均高于根部;2 种元素在落羽杉根、叶中的含量均为 Ca>Mg。

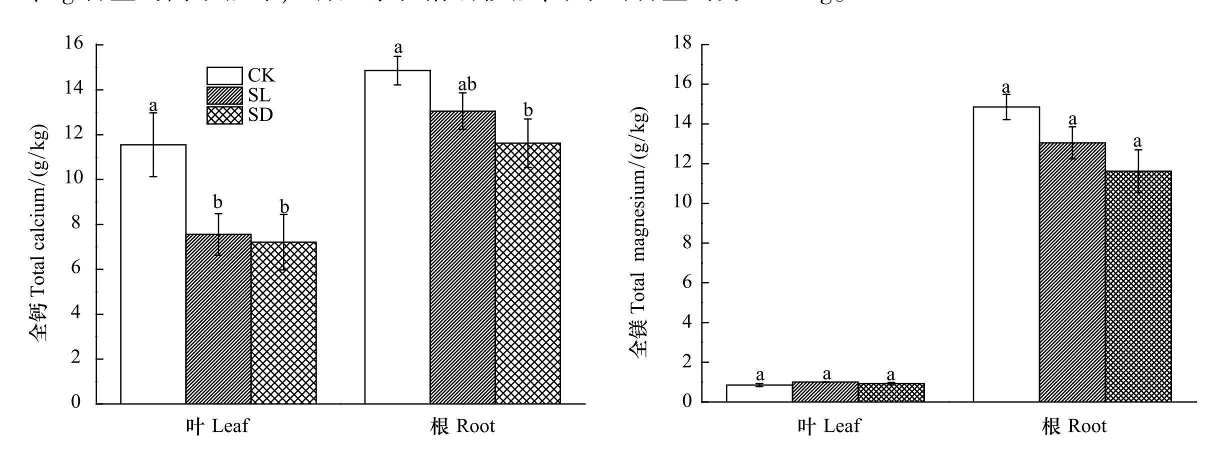


图 2 不同海拔落羽杉中量元素含量

Fig.2 Secondary element contents of *Taxodium distichum* in differentelevations

2.2.3 不同海拔高程落羽杉微量元素含量

图 3 所示为落羽杉微量元素 Fe、Mn、Cu、Zn 的含量,这 4 种微量元素对水位变化的响应特征不同。随着海拔高度的降低,落羽杉根部 Fe 元素含量显著增加($P<0.05$),SL、SD 组较 CK 组分别升高了 76.9%、69.9%,而落羽杉叶片中 Fe 元素含量则基本保持一致。落羽杉根部 Mn 元素的变化与 Fe 元素相似,但 SL 组叶片中 Mn 元素含量较 CK 显著升高。水淹未对落羽杉 Cu 元素吸收与分配造成显著影响,各海拔落羽杉根、叶中 Cu 元素含量均保持在同一水平。水淹造成落羽杉根、叶中 Zn 元素含量降低,其中 SL 组 Zn 含量显著低于 CK($P<0.05$),减少了 46.4%。

不同高程落羽杉根、叶中 Fe、Cu 元素含量均为根>叶。落羽杉 Mn、Zn 元素的分配则发生了变化,CK 组 Mn 元素含量为根<叶,而 SL、SD 组则变为根>叶,说明则水淹条件下,落羽杉对 Mn 的吸收量增加,但主要储藏于根中;CK 组 Zn 元素含量为根>叶,而 SL、SD 组则转变为根<叶,说明水淹条件下落羽杉 Zn 元素分配到叶中的比重增加。4 种微量元素在 CK 组根部的含量,其大小排序均表现为 Fe>Zn>Mn>Cu;而叶中的营养特征则发生了改变,CK 组为 Fe>Zn>Mn>Cu,SL 组为 Fe>Mn> Zn >Cu,SD 组为 Fe>Zn>Cu>Mn,水淹对落羽杉微量元素的吸收与分配造成了影响。

2.3 落羽杉营养元素与生长的相关性分析

相关性分析结果表明:落羽杉株高与植株 N、K、Mg 含量呈极显著正相关关系,与 P 含量呈显著正相关关系,而与 Fe、Cu 含量呈极显著负相关关系,与 Mn 含量呈显著负相关关系;落羽杉冠幅与植株 N、P、K、Mg 含量呈极显著正相关关系,而与 Fe、Cu 含量呈极显著负相关关系。

2.4 落羽杉营养元素与土壤营养元素相关性分析

相关性分析结果表明:落羽杉植株各营养元素含量与土壤中对应元素含量间不存在明显的相关关系。仅

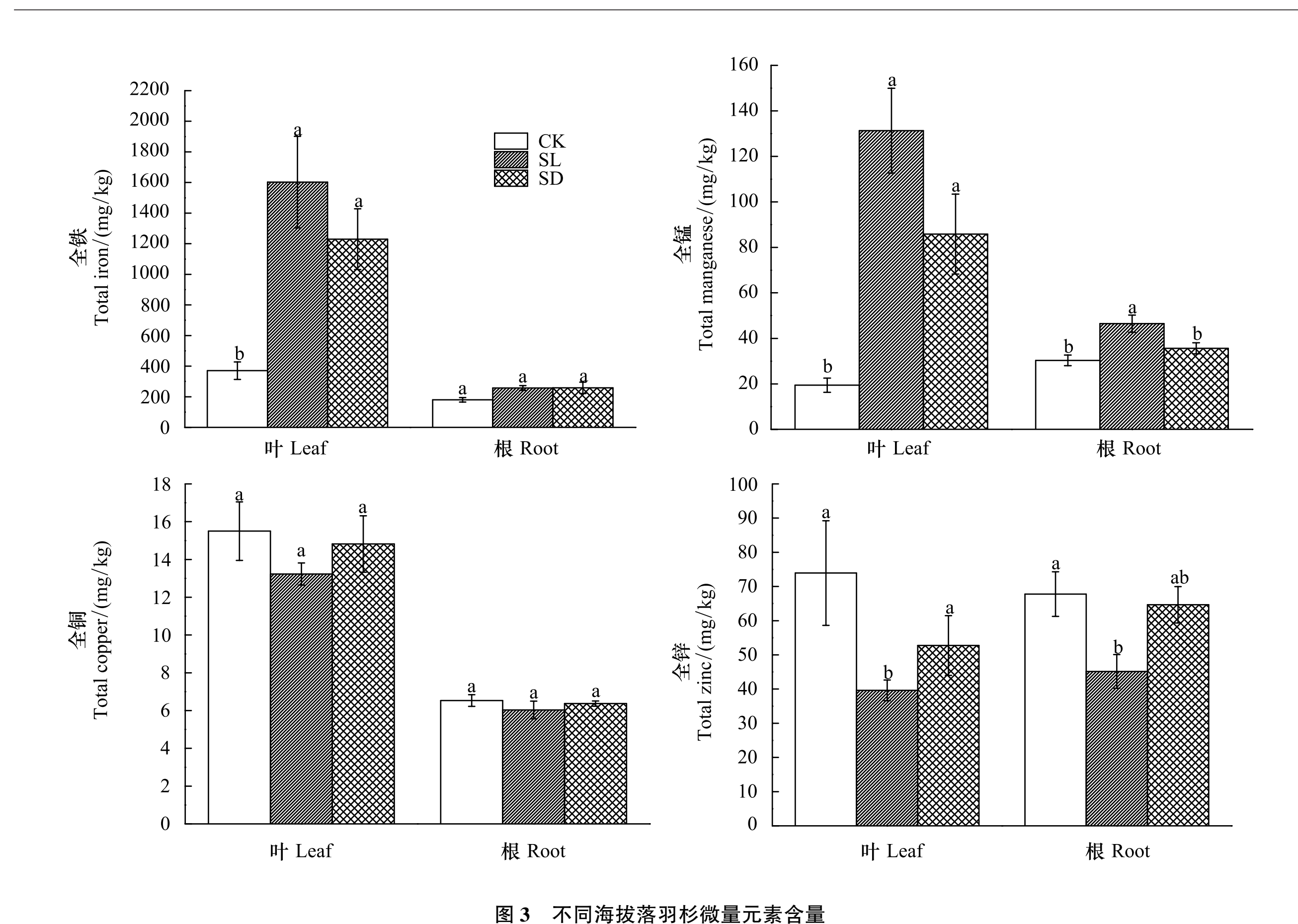


图 3　不同海拔落羽杉微量元素含量

Fig.3　Micronutrient contents in of *Taxodium distichum* in different elevations

落羽杉植株 P 含量与土壤 P 含量呈负相关关系;落羽杉植株 Mn 含量与土壤 Mn 含量呈正相关关系。

表 4　落羽杉营养元素及生长指标间相关性分析

Table 4　Correlations between nutrient elements and growth indexes of *Taxodium distichum*

元素与生长指标 Element and growth indexes	氮 N	磷 P	钾 K	钙 Ca	镁 Mg	铁 Fe	锰 Mn	锌 Zn	铜 Cu	株高 Plant height	基径 Base diameter
磷 P	0.871**										
钾 K	0.930**	0.844**									
钙 Ca	0.687**	0.611**	0.599**								
镁 Mg	0.789**	0.684**	0.781**	0.572**							
铁 Fe	−0.721**	−0.649**	−0.725**	−0.545**	−0.460*						
锰 Mn	−0.556**	−0.549**	−0.587**	−0.423*	−0.274	0.940**					
锌 Zn	0.225	0.282	0.178	0.387*	0.019	−0.271	−0.328				
铜 Cu	−0.802**	−0.690**	−0.753**	−0.468**	−0.747**	0.525**	0.315	0.020			
株高 Plant height	0.620**	0.436*	0.569**	0.341	0.613**	−0.529**	−0.428*	0.077	−0.592**		
基径 Base diameter	0.046	0.076	0.170	−0.020	0.022	−0.133	−0.136	−0.050	−0.174	0.300	
冠幅 Canopy	0.666**	0.503**	0.602**	0.242	0.659**	−0.465**	0.342	−0.098	−0.639*	0.889**	0.225

** $\alpha=0.01$ 下相关性达到极显著水平; * $\alpha=0.05$ 下相关性达到显著水平

3　讨论与结论

三峡水库水位每年在 145—175 m 范围内波动,受其影响,不同海拔高程的消落带植被周期性地遭受不同程度的水淹。水淹伴随着土壤氧化还原电位、土壤温度、含氧量、光照强度等环境因子的改变,影响植物对营

养元素的吸收、分配及生存状态[18-19]。

表 5 落羽杉营养元素与土壤营养元素间相关性分析

Table 5 Correlations between nutrient elements of *Taxodium distichum* and nutrient elements of sampled soil

元素 Elements		落羽杉 *Taxodium distichum*								
		氮 N	磷 P	钾 K	钙 Ca	镁 Mg	铁 Fe	锰 Mn	锌 Zn	铜 Cu
土壤	氮 N	-0.124	0.094	-0.090	-0.009	-0.170	-0.014	-0.101	0.360	0.092
Soil	磷 P	-0.752**	-0.546**	-0.665**	-0.342	-0.806**	0.313	0.119	0.109	0.806**
	钾 K	0.362*	0.178	0.192	0.056	0.231	-0.219	-0.190	0.072	-0.254
	钙 Ca	0.393*	0.239	0.198	0.005	0.178	-0.189	-0.15	-0.085	-0.467**
	镁 Mg	0.070	0.241	-0.001	-0.138	-0.052	0.067	0.027	0.113	0.97
	铁 Fe	0.126	0.114	0.074	-0.076	0.176	0.033	0.060	0.102	-0.027
	锰 Mn	-0.272	-0.302	-0.262	-0.410*	-0.006	0.429*	0.436*	-0.249	0.198
	锌 Zn	-0.630**	-0.461*	-0.541**	-0.365*	-0.426*	0.490**	0.301	-0.160	0.758**
	铜 Cu	-0.040	-0.087	-0.232	0.188	-0.05	0.213	0.237	0.338	0.112

** $\alpha=0.01$ 下相关性达到极显著水平; * $\alpha=0.05$ 下相关性达到显著水平

本研究结果显示,水位变化对消落带落羽杉植株根和叶中营养元素含量均造成了显著影响,其影响又因营养元素种类和植株部位不同而不同。早期有关水淹对落羽杉元素吸收的模拟试验结果研究显示,落羽杉具有很强的水淹耐受能力,水淹处理未对其营养元素吸收造成明显影响[16]。而本研究的结果与前人存在较大差异。研究表明,水淹可能导致植物的根系功能紊乱甚至死亡,水淹导致土壤中各种营养元素的含量以及有效性改变,从而影响植物的营养吸收与运输[18,20]。耐水淹植物在水淹的情况下能够通过内部的通气组织向根部供氧,从而保证营养元素的吸收,不耐水淹植物的营养吸收则会因缺氧而受到明显限制[21-22]。DeLaune[23]等研究发现,橡树对于标记 N 元素的吸收随着土壤含氧量的降低而减少。此外,水淹耐受性不同的植物对矿质元素的吸收和积累存在显著差异[16,24]。罗美娟[25]等采用每半日不同淹水梯度胁迫研究桐花树幼苗水分和营养吸收状况,发现淹水胁迫促进了根系中 P、K、Na、Fe 的积累,但抑制了 N、Ca、Mg、Cu 的积累。金茜[17]等在不同水淹条件下研究紫穗槐植株营养元素吸收情况,发现对 N、P、Ca、Fe、Mn 的吸收表现为增益,对 Cu 的吸收表现为降低。Liu[1]等研究发现,中华蚊母在水淹胁迫下保持了稳定的叶 N、P 含量以确保其正常的生长,其 Mn 、Fe 含量在水淹初期显著升高,而随着水淹的延长,其含量下降并且趋于稳定。

植物的光合作用与营养元素含量有着密切关系,尤其是植物叶片的 N、P 含量,在一定范围内叶片 N、P 含量越高,净光合速率越高[26-27]。缺氧是淹水条件下植物生存的主要限制因素,缺氧导致植物根系的能量代谢受阻,ATP 合成不足,限制了植物根系对营养元素的主动吸收与运输[18,28]。水淹胁迫抑制了植物根系 N、P 等元素向地上部分运输,导致植物叶片 N、P 等元素含量降低[1,29]。本研究结果显示,170 m 海拔和 165 m 海拔高程处落羽杉根中 N、P、K 含量显著低于对照(175 m),170 m 处落羽杉叶中的 N、P 显著低于对照,表明低海拔处淹水时间和淹水深度的增加抑制了落羽杉 N、P、K 元素的吸收。但海拔 170 m 和海拔 165 m 高程处落羽杉叶 N 含量仍维持 18.8—22.1 g/kg 之间,即为干质量的 1.9%—2.2%,处于植物 N 含量正常水平(0.3%—5%);叶 P 含量保持在 4.59—5.91 g/kg 之间,即为干重的 0.46%—0.59%,处于植物 P 含量正常水平(0.2%—1.1%)[30];叶 K 元素也处于植物含 K 量的正常范围 0.3%—5.0%之间[30]。这说明三峡库区水位变化虽然影响了落羽杉大量元素 N、P、K 的吸收,但耐淹能力较强的落羽杉仍保证了其重要的光合器官叶片正常的 N、P、K 含量,以维持其正常的生理功能。同时,3 个海拔高程的落羽杉植株根中 N、P、K 含量表现出一致性,即 N>P>K,与其他物种的研究结果有一定差异[31-32],这可能是不同植物对于营养元素的需求不同以及各研究样地土壤理化性质差异所致。

Ca 能维持植物细胞壁、细胞膜及蛋白的稳定性,参与信号传导,在调节植物细胞对逆境反应和适应性过程中发挥着重要作用[33]。通常情况下,植物体内 Ca 含量为 0.1%—5%之间,不同植物种类、部位、器官的 Ca 含量变幅较大,植物根部的 Ca 含量较少,地上部分较多[30]。本研结果显示,随着海拔高程的下降,淹水时间

和淹水深度增加,落羽杉根和叶中 Ca 含量显著降低,但从土壤元素含量情况来看,各海拔土壤 Ca 含量基本一致,说明水淹是导致各海拔落羽杉植株体内 Ca 含量吸收和分配差异的主导因子。汪贵斌[8]、金茜[17]等研究发现植物在水淹胁迫条件下 Ca 吸收增加,Pezeshki[16]等研究则显示水淹未对落羽杉幼苗 Ca 吸收造成显著影响。造成上述差异的原因可能是由于植物种类、植株生长发育阶段以及所面对的环境胁迫差异所致,但其具体机理还有待进一步研究。Mg 是叶绿素的重要成分,主要参与光合作用,叶中积累量最高。本研究结果显示,水位变化未对落羽杉的 Mg 吸收与分配造成影响,各海拔高程落羽杉根和叶中 Mg 含量均无显著差异,落羽杉维持了正常的 Mg 吸收,确保其叶绿素合成。

落羽杉根部 Fe、Mn 含量较对照显著增加。其中,Fe 含量远高于一般植物 100—300 mg/kg 的范围,水淹促进了落羽杉根系 Fe、Mn 的吸收,但落羽杉叶中的 Fe、Mn(SL 叶片除外)含量未发生显著变化。研究表明,水淹导致土壤氧化还原电位(Eh)降低,土壤中的 Fe、Mn 形态发生改变,Mn^{+4}还原为 Mn^{+2},Fe^{+3}还原为 Fe^{+2},生物有效性增加[29]。植物过量吸收 Fe、Mn 元素会对其产生毒害作用,植物叶片 Fe 含量过多导致叶片失绿[34],过多的 Fe、Mn 则对植物的酶结构造成破坏[35]。落羽杉根部的 Fe、Mn 含量显著增加,而分配到叶中的比例未见明显增加,这可能是落羽杉的一种自我保护机制。Pezeshki[16]通过模拟水淹试验发现,水淹未对落羽杉的 Fe、Mn 含量产生显著影响。本研究结果与前人研究不同,这也在一定程度上说明,自然环境与模拟条件下植物应对胁迫的响应有所差异。此外,植物的营养吸收还与土壤的理化性质、营养元素含量、植物的生理发育阶段以及水淹耐受能力密切相关[18]。Cu 元素主要参与氧化还原反应和 N 元素代谢。植物在水淹胁迫下增加根系 Cu 吸收量,降低分配到叶中 Cu 的比例,保证根系的强氧化还原能力,将低价阳离子氧化、阴离子还原,提高 N 利用率,以防止长期水淹导致的低价阳离子产生的毒害。本研究结果显示,落羽杉 Cu 含量未发生显著响应,这或许是导致 Fe、Mn 元素吸收增加的原因之一。

植物对营养元素的吸收受到外界条件的影响,如温度、通气状况、土壤 pH 等,水淹导致植物的生境变化,进而影响植物的元素吸收[18]。本研究结果表明,水位变化对消落带落羽杉的营养元素吸收造成了显著的影响,相关性分析表明,落羽杉植株株高、冠幅与其 N、P、K、Mg 等营养营养元素呈正相关关系,与 Fe、Mn、Cu 呈负相关关系;此外,落羽杉 N、P、K、Ca、Mg 含量之间呈极显著正相关关系,而 Fe、Mn、Cu 含量分别则与 N、P、K、Ca、Mg 显著负相关关系,水淹有可能造成落羽杉 Fe、Mn 吸收量增加,从而抑制了其它元素的吸收。植物营养元素含量与土壤元素含量密切相关,一般认为土壤元素含量差异导致同种植物营养元素含量不同。植物中的 N、P、K 含量与该植物所处的土壤中 N、P、K 含量状况有显著的关系[31]。但本研究中,虽然 3 个海拔高程部分土壤元素含量存在差异,其变化的趋势却与落羽杉植株元素含量不同,相关性分析结果也表明土壤元素含量与植株元素含量间无明显相关性,说明土壤异质性不是不同海拔高程落羽杉营养元素差异的主导因素。结合目前落羽杉在消落带的生长状况,随着海拔高程的降低,经历周期性水淹 3 a 的落羽杉植株的株高、冠幅较未受水淹植株显著降低,从营养元素吸收的角度可以在一定程度上解释水位变化对消落带落羽杉生长造成的影响。

综上所述,三峡库区消落带水位变化对适生树种落羽杉营养元素吸收造成了影响,其影响又因营养元素种类和植株部位不同而不同,落羽杉 N、P、K、Ca、Zn 吸收量减少,而 Fe、Mn 吸收量增加。水位变化是影响消落带落羽杉营养特征的主导因素。落羽杉对水位变化能够做出积极的响应,平衡根、叶中各元素的积累量,消落带各海拔落羽杉主要营养元素的积累量均不低于植物正常生长水平,未见严重的缺素状况,表明落羽杉对消落带水位变化具有很好的适应能力。

参考文献(References):

[1] Liu Z B, Cheng R M, Xiao W F, Guo Q S, Wang N. Effect of off-season flooding on growth, photosynthesis, carbohydrate partitioning, and nutrient uptake in *Distylium chinense*. PLoS One, 2014, 9(9): e107636.

[2] 马朋, 李昌晓, 雷明, 杨予静, 马骏. 三峡库区岸坡消落带草地、弃耕地和耕地土壤微生物及酶活性特征. 生态学报, 2014, 34(4): 1010-1020.

[3] 揭胜麟，樊大勇，谢宗强，张想英，熊高明. 三峡水库消落带植物叶片光合与营养性状特征. 生态学报，2012，32(6)：1723-1733.
[4] 吕明权，吴胜军，陈春娣，姜毅，温兆飞，陈吉龙，王雨，王小晓，黄平. 三峡消落带生态系统研究文献计量分析. 生态学报，2015，35(11)：3504-3518.
[5] 樊大勇，熊高明，张爱英，刘曦，谢宗强，李兆佳. 三峡库区水位调度对消落带生态修复中物种筛选实践的影响. 植物生态学报，2015，39(4)：416-432.
[6] 王勇，刘义飞，刘松柏，黄宏文. 三峡库区消涨带植被重建. 植物学通报，2005，22(5)：513-522.
[7] 鲍玉海，贺秀斌，钟荣华，高进长，唐强. 三峡水库消落带植被重建途径及其固土护岸效应. 水土保持研究，2014，21(6)：171-174，180-180.
[8] 汪贵斌，曹福亮. 盐分和水分胁迫对落羽杉幼苗的生长量及营养元素含量的影响. 林业科学，2004，40(6)：56-62.
[9] 李昌晓，钟章成，刘芸. 模拟三峡库区消落带土壤水分变化对落羽杉幼苗光合特性的影响. 生态学报，2005，25(8)：1953-1959.
[10] 李昌晓，钟章成. 三峡库区消落带土壤水分变化对落羽杉(*Taxodium distichum*)幼苗根部次生代谢物质含量及根生物量的影响. 生态学报，2007，27(11)：4394-4402.
[11] 任庆水，马朋，李昌晓，杨予静，马骏. 三峡库区消落带落羽杉(*Taxodium distichum*)与柳树(*Salix matsudana*)人工植被对土壤营养元素含量的影响. 生态学报，2016，36(20)，doi：10.5846/stxb201504030672.
[12] Anderson P H，Pezeshki S R. The effects of intermittent flooding on seedlings of three forest species. Photosynthetica，2000，37(4)：543-552.
[13] Elcan J M，Pezeshki S R. Effects of flooding on susceptibility of *Taxodium distichum* L. Seedlings to drought. Photosynthetica，2002，40(2)：177-182.
[14] 李昌晓，钟章成. 模拟三峡库区消落带土壤水分变化条件下落羽杉与池杉幼苗的光合特性比较. 林业科学，2005，41(6)：28-34.
[15] 汪贵斌，曹福亮. 不同土壤水分含量下落羽杉根、茎、叶营养水平的差异. 林业科学研究，2004，17(2)：213-219.
[16] Pezeshki S R，DeLaune R D，Anderson P H. Effect of flooding on elemental uptake and biomass allocation in seedlings of three bottomland tree species. Journal of Plant Nutrition，1999，22(9)：1481-1494.
[17] 金茜，王瑞，周向睿，周志宇，卢鑫，赵萍，李金辉，周媛媛. 水淹胁迫对紫穗槐生长及营养元素积累的影响. 草业科学，2013，30(6)：904-909.
[18] Pezeshki S R，DeLaune R D. Soil oxidation-reduction in wetlands and its impact on plant functioning. Biology，2012，1(3)：196-221.
[19] 李强，宋力，王书敏，谢云成，王文林. 水位变化对三峡库区消落带狗牙根种群营养特征的影响. 生态科学，2015，34(4)：15-20.
[20] 韩文娇，白林利，李昌晓. 水淹胁迫对狗牙根光合、生长及营养元素含量的影响. 草业学报，2016，25(5)：49-59.
[21] Kogawara S，Yamanoshita T，Norisada M，Masumori M，Kojima K. Photosynthesis and photoassimilate transport during root hypoxia in *Melaleuca cajuputi*，a flood-tolerant species，and in *Eucalyptus camaldulensis*，a moderately flood-tolerant species. Tree Physiology，2006，26(11)：1413-1423.
[22] Armstrong W，Justin S H F W，Beckett P M，Lythe S. Root adaptation to soil waterlogging. Aquatic Botany，1991，39(1-2)：57-73.
[23] DeLaune R D，Pezeshki S R，Lindau C W. Influence of soil redox potential on nitrogen uptake and growth of wetland Oak seedlings. Journal of Plant Nutrition，1998，21(4)：757-768.
[24] 赵可夫. 植物对水涝胁迫的适应. 生物学通报，2003，38(12)：11-14.
[25] 罗美娟，崔丽娟，张守攻，黄雍容，何文广. 淹水胁迫对桐花树幼苗水分和矿质元素的影响. 福建林学院学报，2012，32(4)：336-340.
[26] Brooks A，Woo K C，Wong S C. Effects of phosphorus nutrition on the response of photosynthesis to CO_2 and O_2，activation of ribulose bisphosphate carboxylase and amounts of ribulose bisphosphate and 3-phosphoglycerate in spinach leaves. Photosynthesis Research，1988，15(2)：133-141.
[27] Domingues T F，Meir P，Feldpausch T R，Saiz G，Veenendaal E M，Schrodt F，Bird M，Djagbletey G，Hien F，Compaore H，Diallo A，Grace J，Lloyd J. Co-limitation of photosynthetic capacity by nitrogen and phosphorus in West Africa woodlands. Plant，Cell & Environment，2010，33(6)：959-980.
[28] Pezeshki S R. Wetland plant responses to soil flooding. Environmental and Experimental Botany，2001，46(3)：299-312.
[29] Chen H J，Qualls R G，Blank R R. Effect of soil flooding on photosynthesis，carbohydrate partitioning and nutrient uptake in the invasive exotic *Lepidium latifolium*. Aquatic Botany，2005，82(4)：250-268.
[30] 陆景陵. 植物营养学(上册)(第二版). 北京：中国农业大学出版社，2003：1-3.
[31] 李小峰，李秋华，秦好丽，陈峰峰，刘送平，高廷进，欧腾. 百花湖消落带常见植物氮磷钾营养元素含量分布特征研究. 环境科学学报，2013，33(4)：1089-1097.
[32] 柏方敏，田大伦，方晰，闫文德，梁小翠. 洞庭湖西岸区防护林土壤和植物营养元素含量特征. 生态学报，2010，30(21)：5832-5842.
[33] Xiong L M，Schumaker K S，Zhu J K. Cell signaling during cold，drought，and salt stress. The Plant Cell，2002，14(S1)：S165-S183.
[34] Brown C E，Pezeshki S R，DeLaune R D. The effects of salinity and soil drying on nutrient uptake and growth of *Spartina alterniflora* in a simulated tidal system. Environmental and Experimental Botany，2006，58(1-3)：140-148.
[35] Drew M C. Sensing soil oxygen. Plant，Cell & Environment，1990，13(7)：681-693.